ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 34, 6, 2000

УДК 576.895.123

СТРОЕНИЕ ЭПИТЕЛИЯ ПАРАЗИТИЧЕСКОЙ ТУРБЕЛЛЯРИИ NOTENTERA IVANOVI (TURBELLARIA: FECAMPIIDA)

© Е. Е. Корнакова, А. В. Марченков

Изучена ультраструктура эпителия паразитической турбеллярии *Notentera ivanovi*. У этого вида, лишенного пищеварительной системы, он участвует в обеспечении червей питательными веществами. Показано, что ультраструктура дорсального (пищеварительного) эпителия не имеет принципиальных отличий от ультраструктуры вентрального эпителия. Клетки эпителия отличаются по характеру формирующегося в них секрета. Между различными типами секреторных включений нет существенной разницы, можно предположить, что все они представляют собой модификации одного основного типа включений. Процесс внутриклеточного пищеварения морфологически не выражен. Возможно, процесс питания через эпителий сводится к трансмембранному переносу низкомолекулярных веществ.

Турбеллярия *Notentera ivanovi* Joffe e. a., 1997, является паразитом кишечника полихеты *Nephthys ciliata*. Черви лишены пищеварительной системы, а их дорсальный эпителий образует подушку, состоящую из высоких столбчатых клеток, напоминающих под световым микроскопом кишечный эпителий. В кишечнике хозяина паразиты обращены дорсальной стороной тела к стенке кишечника полихеты. Эти особенности позволяют предположить, что дорсальный эпителий выполняет пищеварительную функцию, поэтому он был назван гастродермизованным (Иоффе и др., 1997; Joffe, Kornakova, 1998; Kornakova, Joffe, 1999).

Работы последних лет показали, что рассматривавшиеся в течение долгого времени в качестве предков облигатно-паразитических классов плоских червей прямокишечные турбеллярии не могли быть таковыми, так как основные присущие Neodermata плезиоморфные признаки (ревертивный характер сперматогенеза, двуклеточное строение циртоцита) отсутствуют как у свободноживущих Neorhabdocoela, так и у представителей этого отряда, ведущих симбиотический образ жизни (Rohde, 1994; Justine, 1995; Watson, Rohde, 1995). Недавние исследования выявили ряд паразитических турбеллярий (представителей отряда Fecampiida, в числе которых и *N. ivanovi*, а также *Urastoma cyprinae*, систематическое положение которой остается неопределенным), у которых в процессе сперматогенеза имеет место миграция ядра со сменой полярности сперматид (Watson, Rohde, 1993; Watson, 1997; Kornakova, Joffe, 1999). Изученные циртоциты некоторых видов этих турбеллярий имеют двуклеточную структуру (Rohde e. a., 1990; Watson e. a., 1992; наши данные по *N. ivanovi*). Таким образом, к настоящему времени достаточно оснований рассматривать представителей отряда Fecampiida в качестве сестринской группы Neodermata. *N. ivanovi*, как и другие фекампииды, демонстрирует крайнюю степень специализации турбеллярий при переходе к паразитизму, выразившуюся в утрате кишечника. Изучение морфологии *N. ivanovi* важно как для выяснения филогении плоских червей, так и для выявления морфогенетических тенденций, существовавших на ранних этапах эволюции Neodermata и реализовавшихся в этой группе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Nephthys ciliata добывался с помощью шлюпочной драги с глубины около 20 м вблизи о. Средний в районе Беломорской биостанции СПбГУ. Как молодые, так и взрослые паразиты, сосредоточенные в среднем отделе кишечника хозяина, после отмывки морской водой, были зафиксированы для электронной микроскопии 3 и 4 %-ным глутаральдегидом на 0.1 М какодилатном буфере с сахарозой при 4°, в котором хранились от 3 до 10 дней при той же температуре. После двухчасовой отмывки в том же буфере черви были постфиксированы 1 %-ным OsO_4 на том же буфере в течение 1 ч, дегидратированы в спиртах возрастающей концентрации и залиты в эпон-аралдит. Ультратонкие срезы приготовлены на ультратоме LKB III и законтрастированы в насыщенном водном растворе уранилацетата и цитрате свинца по Рейнольдсу. Изучение срезов производилось на электронном микроскопе JEM 1200-EX при ускоряющем напряжении 100 кв.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Условно нами принято следующее разграничение червей по возрасту: молодыми считались черви, у которых половой атриум еще не имеет наружного отверстия; в этот период половое созревание *N. ivanovi* может быть уже окончено, как мужские, так и женские половые протоки заполнены спермой, происходит накопление зрелых ооцитов; у взрослых червей половой атриум имеет сформированный гонопор. Были изучены 3 экз. взрослых червей и 4 экз. молодых. Дорсальный эпителий молодых червей превосходит по высоте вентральный в 3—5 раз, у взрослых червей эта разница может быть 20-кратной (Иоффе и др., 1997).

Вентральный и дорсальный эпителии *N. ivanovi* устроены принципиально одинаково, различия касаются в основном размеров клеток и степени выраженности внутриклеточных включений. Эпителий *N. ivanovi* ресничный, клеточный, непогруженный (рис. 1, *а*, *б*; см. вкл.). Апикальная поверхность клеток как дорсального, так и вентрального эпителия покрыта многочисленными длинными микроворсинками. Реснички также многочисленны, в клетках дорсального эпителия их вертикальный корешок редуцирован, а горизонтальный корешок массивный и поперечно исчерченный. Реснички вентрального эпителия более многочисленны. Как уже было отмечено (Joffe, Kornakova, 1998), они имеют два корешка, однако следы редукции вертикального прослеживаются и здесь: если горизонтальный корешок сходен с таковым клеток дорсального эпителия, то вертикальные корешки тонкие, со слабо выраженной исчерченностью. Ядра в клетках дорсального эпителия расположены в базальной области последних, в вентральном эпителии ядра занимают практически всю высоту уплощенных клеток от апикальной до базальной мембраны (рис. 1, *а*). Цитоплазма эпителиальных клеток фибриллярно-гомогенная, средней электронной плотности, содержит умеренное количество свободных рибосом. Обращают на себя внимание митохондрии: они очень многочисленные и крупные, по размерам они обычно превышают размеры всех других компонентов клеток, однако их кристы весьма немногочисленны. Отметим, что такая особенность в строении митохондрий присуща и клеткам других тканей этого вида.

Форма эпителиальных клеток весьма необычная, они имеют сложную структуру базальной зоны (рис. 1, *а*, *б*). Базальная мембрана образует глубокие инвагинации в виде складок, накладывающихся друг на друга или переплетающихся наподобие пальцев, так что на срезах в базальной области эпителий может выглядеть как многослойный (рис. 1, *б*). Базальные инвагинации часто образуют расширения, напоминающие пузыри (рис. 1, *а*), которые могут достигать огромных размеров. В этих случаях эпителий соединен с базальной пластинкой тонкими цитоплазматическими «ногами», являющимися по сути мостиками базальной цитоплазмы (рис. 2, *а*; см. вкл.). У молодых червей в дорсальном эпителии базальные инвагинации по форме и степени развития сходны с эпителием взрослых червей, в вентральном такие инвагинации обычно развиты несколько менее интенсивно, но могут достигать такой же степени развития, как в дорсальном эпителии. В расширениях базальных инвагинаций может присутствовать ламеллярный материал, напоминающий резидуальные тельца (рис. 3, *в*; см. вкл.).

К зоне базальных инвагинаций приурочена локализация секреторного аппарата, представленного интенсивно развитым комплексом Гольджи типичного вида и расположенными вблизи него немногочисленными цистернами гладкого эндоплазматического ретикулюма (рис. 2, *а*, *б*). Гранулярный эндоплазматический ретикулюм в эпителиальных клетках не обнаружен. Концентрические цистерны аппарата Гольджи расположены в «ногах» эпителиальных клеток и в прилегающих друг к другу цитоплазматических территориях, ограниченных складками базальных инвагинаций. От комплекса Гольджи отшнуровываются мелкие электронно-прозрачные пузырьки, накапливающиеся в базальном слое цитоплазмы (рис. 1, *б*). Секреторный аппарат в клетках вентрального эпителия развит несколько слабее, чем в дорсальном. Как в дорсальном, так и в вентральном эпителиях в базальной зоне клеток встречаются немногочисленные липидные капли.

Эпителиальные клетки *N. ivanovi* можно подразделить на несколько типов, различающихся по строению присущих им секреторных включений. Основным типом клеток дорсального и вентрального эпителиев являются клетки, характерной особенностью которых является присутствие окруженных мембраной гранул с толстофибриллярным содержимым (рис. 1, *а*; 2, *б*). Эти гранулы весьма многочисленны, расположены в цитоплазме по всей высоте клеток. Можно отметить, что их размеры несколько меньше в базальной зоне цитоплазмы, в области сосредоточения комплекса Гольджи, однако картин образования этих гранул и их морфогенетической связи с пузырьками, продуцируемыми комплексом Гольджи, обнаружить не удалось. В дорсальном эпителии молодых червей и в вентральном эпителии всех обследованных особей эти секреторные включения имеют меньшие размеры и обычно менее обильны. Картин выведения этого секрета наружу не наблюдалось.

В некоторых немногочисленных клетках дорсального эпителия взрослых и молодых червей толстофибриллярное содержимое секреторных гранул конденсируется (рис. 3, *б*), и появляются наряду с обычными электронно-плотные гранулы (рис. 3, *а*). Обычно эти гранулы расположены в апикальной зоне цитоплазмы. Один раз клетка с таким секретом была также встречена в вентральном эпителии у взрослого экземпляра. Вероятно, часть гранул с электронно-плотным содержимым сливается, образуя гранулы более крупного размера, так как наряду с небольшими плотными гранулами, сравнимыми по размеру с гранулами толстофибриллярного секрета, встречаются и электронно-плотные гранулы значительно больших размером (рис. 3, *а*).

В дорсальном эпителии взрослых экземпляров встречаются участки эпителия, состоящие из клеток, в которых секреторные гранулы содержат секрет, сходный по структуре с секретом предыдущего (основного) типа, но имеют размеры примерно в 10 раз больше, чем в обычных клетках, и особенно обильны (рис. 3, *г*). В дорсальном эпителии молодых червей такие клетки не были обнаружены. Один раз такая клетка была встречена и в вентральном эпителии взрослого червя.

Из-за обилия секрета такие участки эпителия кажутся темными. В обычных эпителиальных клетках митохондрии равномерно распределены в цитоплазме от апикальной до базальной области клеток. В клетках «темного» эпителия апикальная зона цитоплазмы содержит в основном секреторные включения, митохондрии здесь мелкие и немногочисленные. Картин выведения этого секрета также не наблюдалось.

Еще один тип секрета эпителия *N. ivanovi* — одетые мембраной гранулы, содержимое которых представлено не толстофибриллярным, а нежным тонкофибриллярным материалом, обычно сконцентрированным в центре гранулы (рис. 4, *б*; см. вкл.). В дорсальном эпителии такой секрет является основным секреторным включением содержащих его клеток, тогда как в вентральном встречаются как клетки, в которых секрет представлен только тонкофибриллярными гранулами, так и клетки, в которых наряду с тонкофибриллярным секретом содержится и наиболее обычный толстофибриллярный (рис. 4, *а*). В таких клетках толстофибриллярный секрет приурочен к базальной зоне цитоплазмы, в средней части клеток имеется небольшая зона, лишенная секрета, а вся апикальная цитоплазма заполнена гранулами с тонкофибриллярным содержимым. И в дорсальном, и в вентральном эпителиях по направлению к апикальной мембране содержимое тонкофибриллярных гранул становится все менее различимым, оно как бы переходит в растворенную форму, и к апикальной мембране прилегают гранулы с почти неразличимым содержимым или же электронно-прозрачные. Тонкофибриллярный секрет выводится наружу путем экзоцитоза. Отметим, что клетки с тонкофибриллярными гранулами также лежат не поодиночке, а образуют локальные скопления, вкрапленные в обычный эпителий. Как правило, на одном поперечном срезе можно встретить не более одного участка клеток с тонкофибриллярным содержимым, о количестве таких участков по всему эпителию червя судить пока трудно.

Как дорсальный эпителий взрослых и молодых червей, так и вентральный содержат клетки, в которых секреторные включения полностью отсутствуют. В дорсальном эпителии молодых экземпляров и в вентральном эпителии червей обеих возрастных групп такие клетки встречаются чаще, чем в дорсальном эпителии взрослых червей.

В базальной области эпителия латеральные мембраны клеток не прилегают друг к другу, а расходятся, образуя межклеточные пространства, сходные с базальными инвагинациями и расширениями и заполненные электронно-прозрачным содержимым. Базальный участок десмосомы всегда начинается от такого межклеточного пространства (рис. 4, *а*). Он образован зоной прилежания, длинной и извитой, идущей от базальной области клеток через всю ее среднюю часть (рис. 4, *в*). Септированный участок десмосомы расположен в апикальной зоне эпителия, его длина варьирует от значительной до совсем короткой (рис. 4, *в*). Самая апикальная часть десмосомы состоит из двух клеточных мембран, разделенных заметной щелью с немногочисленными септами и покрытых со стороны клетки электронно-плотным материалом (рис. 4, *в*).

Базальная пластинка эпителия двуслойная (рис. 1, *а*, *б*; 4, *г*). Под эпителием лежит тонкий электронно-плотный слой межклеточного материала, кнутри от него расположен более толстый слой, состоящий из рыхло расположенных фибрилл. К базальной пластинке подходят разветвленные отростки паренхимных клеток (рис. 4, *г*). Они заполнены электронно-прозрачной цитоплазмой и содержат многочисленные крупные митохондрии.

ОБСУЖДЕНИЕ

В результате предварительного изучения морфологии *N. ivanovi* казалось очевидным, что высокая подушка клеток дорсального эпителия этого вида представляет собой модификацию покровов, адаптированных к питанию в кишечнике хозяина. Ультраструктурное изучение строения дорсального эпителия и его сравнение со структурой вентрального эпителия позволяют говорить об отсутствии явных признаков его сходства с кишечными эпителиями.

Как было показано ранее (Joffe, Kornakova, 1998; Kornakova, Joffe, 1999), изучаемый вид паразитических турбеллярий принадлежит к отряду Fecampiida. Ультраструктура представителей одного из родов этого отряда — *Kronborgia* изучена довольно подробно. Черви этого рода, подобно *N. ivanovi*, лишены кишечника и, будучи паразитами полости тела ракообразных, питаются веществами, растворенными в целомической жидкости. Отметим, что турбеллярии рода *Kronborgia* являются раздельнополыми. К настоящему времени изучена ультраструктура эпителия самцов, самок и личинок некоторых видов этого рода (Bresciani, Køie, 1970; Køie, Bresciani, 1973; Williams, 1990a, 1990b, 1991, 1993). Показано, что собственно эпителиальные клетки этих паразитов имеют слабо развитый аппарат синтеза, однако в эпителии всех указанных форм отмечены фагосомы и лизосомы, что, возможно, указывает на процесс внутриклеточного пищеварения. Однако морфологически процессы внутриклеточного пищеварения в эпителии у этих паразитов выражены не очень четко. Можно предположить, что в значительной степени процесс питания через эпителий сводится у них к трансмембранному переносу низкомолекулярных веществ из гемолимфы хозяина. Эпителиальные железы у этих червей развиты настолько сильно, что цитоплазма эпителиальных клеток, прободаемых отростками секреторных, часто имеет вид узких прослоек между последними, так что ее строение местами неразличимо. Морфология секрета несколько различна у самцов, самок и личинок изученных видов рода *Kronborgia*, однако всегда присутствуют четыре типа эпителиальных желез. Предполагается, что их секрет участвует как в процессе превращения растворенных в гемолимфе хозяина веществ в легко усвояемую форму, так и в обеспечении ответных процессов в эпителии паразитов на защитные реакции хозяина.

В эпителии *N. ivanovi* сходная биологическая задача решена принципиально по-иному: сам эпителий имеет развитый аппарат синтеза и вырабатывает несколько типов секрета. Структура секрета разного типа в эпителии не имеет принципиальных различий и, хотя непосредственное превращение секреторных включений одного типа в другой удалось проследить только в одном случае, представляется возможным, что все типы включений формируются на основе наиболее распространенного толстофибриллярного секрета. Интересно отметить, что основной тип секрета в эпителиальных клетках *N. ivanovi* морфологически сходен с одним из типов секрета кожных желез в эпителии самца *Kronborgia isopodicola* Blair, Williams, 1987 (Williams, 1990a). К сожалению, именно этот тип клеток описан наименее подробно. Протоки эпителиальных желез в эпителии *N. ivanovi* немногочисленны, в данной статье строение желез не рассматривается. Чрезвычайно сильное развитие базальных инвагинаций эпителия, увеличение их количества и размеров в дорсальном эпителии, так же как и обилие очень крупных митохондрий, указывают на транспортную функцию эпителиальных клеток. Вероятно, необычное увеличение размеров клеток дорсального эпителия связано также с интенсификацией процессов транспорта. Нужно отметить, что в отличие от других изученных фекампиид — паразитов полости тела ракообразных — *N. ivanovi* обитает в кишечнике бентосной полихеты. Содержимое кишечника представлено главным образом илом, обработанным пищеварительными ферментами хозяина и образующим густую липкую массу. Поэтому решение проблемы транспорта здесь более сложно и приводит к интенсивному развитию именно тех структур, которые могут обеспечить выполнение этой функции.

Разнообразие секреторных включений в клетках эпителия *N. ivanovi*, по-видимому, возникающее на основе модификаций основного типа, вероятно, связано с дальнейшей дифференцировкой клеток основного типа для решения различных функциональных задач, связанных как с защитой червей от воздействия пищеварительных ферментов кишечника хозяина, так и с собственно пищеварением. Важно отметить, что у всех изученных экземпляров взрослых червей были найдены клетки описанного выше строения, т. е. в пределах одного эпителиального пласта находятся клетки во всех описанных состояниях. Таким образом, можно предположить, что разные участки гастродермизованного эпителия выполняют различные функции. Однако морфологические различия в их строении выражены только в модификации строения секрета, и выполнение разных функций осуществляется морфологически очень сходными клетками.

Как уже было отмечено ранее (Joffe, Kornakova, 1998), наблюдаемая редукция вертикального корешка ресничек дорсального эпителия *N. ivanovi* сходна с аналогичным процессом в эпителии *Kronborgia*. У самки и личинок одного из видов этого рода, *Kronborgia amphipodicola* Christensen et Kanneworff, 1964, вертикальный корешок также редуцирован (Bresciani, Køie, 1970; Køie, Bresciani, 1973). Редукция вертикального корешка в клетках эпителия свойственна также многим паразитическим прямокишечным турбелляриям. Функционально пока трудно объяснить эту редукцию, можно лишь отметить, что эта тенденция полностью реализуется среди Neodermata, и ресничные клетки личинок в этой группе всегда лишены вертикального корешка.

Таким образом, изучение ультраструктуры эпителия *N. ivanovi* не позволяет полностью понять физиологию пищеварения этих червей. Для решения этого вопроса необходимо дополнительное исследование как возрастной динамики строения эпителия, так и гистохимии секреторных клеток.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 00-04-48832а).

Список литературы

Иоффе Б. И., Селиванова Р. В., Корнакова Е. Е. Notentera ivanovi n. gen., n. sp. (Turbellaria, Platyhelminthes) — новая паразитическая турбеллярия // Паразитология. 1997. Т. 31, вып. 2. С. 126—131.

Bresciani J., Køie M. On the ultrastructure of the epidermis of the adult female of Kronborgia amphipodicola Christensen & Kanneworff, 1964 (Turbellaria, Neorhabdocoela) // Ophelia. 1970. Vol. 8. P. 209—230.

Joffe B. I., Kornakova E. E. Notentera ivanovi: a contribution to the problem of phylogenetic relationships between turbellarians and the parasitic classes of the Platyhelminthes (Neodermata) // Hydrobiologia. 1998. Vol. 383. P. 245—250.

Justine J.-L. Spermatozoal ultrastructure and phylogeny in the parasitic Platyhelminthes // Mem. Mus. Nat. Hist. Natur. 1995. Vol. 166. P. 55—86.

Køie M., Bresciani J. On the ultrastructure of the larva of Kronborgia amphipodicola Christensen & Kanneworff, 1964 (Turbellaria, Neorhabdocoela) // Ophelia. 1973. Vol. 12. P. 171—204.

Kornakova E. E., Joffe B. I. A new variant of the neodermatan-type spermiogenesis in a parasitic 'turbellarian', Notentera ivanovi (Platyhelminthes) and the origin of the Neodermata // Acta Zool. (Stockh.) 1999. Vol. 80. P. 135—151.

Rohde K. Minor groups of parasitic Platyhelminthes // Adv. Parasitol. 1994. Vol. 33. P. 145—234.

Rohde K., Noury-Srairi N., Watson N., Justine J.-L., Euzet L. Ultrastructure of the flame bulbs of Urastoma cyprinae (Platyhelminthes, «Prolecithophora», Urastomidae) // Acta Zool. (Stockh.). 1990. Vol. 71. P. 211—216.

Watson N. A. Proximo-distal fusion of flagella during spermiogenesis in the «turbellarian» platyhelminths Urastoma cyprinae, and phylogenetic implications // Invertebr. Reproduct. Develop. 1997. Vol. 32. P. 107—117.

Watson N., Rohde K., Williams J. B. Ultrastructure of the protonephridial system of larval Kronborgia isopodicola (Platyhelminthes, Fecampiidae) // J. Submicr. Cytol. Pathol. 1992. Vol. 24. P. 43—49.

Watson N. A., Rohde K. Ultrastructure of sperm and spermiogenesis of Kronborgia isopodicola (Platyhelminthes, Fecampiidae) // Intern. J. Parasitol. 1993. Vol. 23. P. 737—744.

Watson N. A., Rohde K. Sperm and spermiogenesis in the «Turbellaria» and implications for the phylogeny in the phylum Platyhelminthes // Mem. Mus. Nat. Hist. Natur. 1995. Vol. 166. P. 37—54.

Williams J. B. Ultrastructural studies on Kronborgia (Platyhelminthes: Fecampiidae): epidermis and subepidermal tissues of the parasitic male K. isopodicola // Intern. J. Parasitol. 1990a. Vol. 20. P. 329—340.

Williams J. B. Ultrastructural studies on Kronborgia (Platyhelminthes: Fecampiidae): subepidermal glands of the female K. isopodicola // Intern. J. Parasitol. 1990b. Vol. 20. P. 803—813.

Williams J. B. Ultrastructural studies on Kronborgia (Platyhelminthes: Fecampiidae): observations on the encapsulated larva of K. isopodicola // New Zealand J. Zool. 1991. Vol. 18. P. 251—265.

Williams J. B. Epidermal ultrastructure of the adult parasitic phase female and encapsulated larva of Kronborgia isopodicola (Platyhelminthes, Fecampiidae): phylogenetic implications // Intern. J. Parasitol. 1993. Vol. 23. P. 1027—1037.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 20.06.2000

STRUCTURE OF EPITHELIUM IN THE PARASITIC TURBELLARIA NOTENTERA IVANOVI (TURBELLARIA: FECAMPIIDA)

E. E. Kornakova, A. V. Marchenkov

Key words: Plathyhelminthes, parasitic Turbellaria, Fecampidae, epithelium, ultrastructure, cell type, secretory contents.

SUMMARY

The ultrastructure of the epithelium in *Notentera ivanovi* (Turbellaria, Fecampiida) has been studied. *Notentera ivanovi* lacks the digestive system but has a pad of the epidermal cells on the dorsal side of the body, which seems to be similar to the digestive epidermis on LM. Both the ventral and dorsal epithelium are cellular, ciliated and not insunk (fig. 1, *a*). The ultrastructure of the ventral and dorsal epithelium is similar in essential features. The cells bear abundant microvilli, cilia and are very rich in mitochondria, but the cytoplasm does not contain lysosomes and shows no other indications of phago- or pinocytosis. The basal membrane of epithelial cells forms deep invaginations (fig. 1, *б*), partly with dilations (fig. 1, *a*; 2, *a*) containing the lamellated material (3, *в*). In the basal part of the cells the numerous Golgi apparatus and rare cysternae of the smooth endoplasmic reticulum were observed (fig. 2, *a*, *б*). The epithelium consists of several types of cells, which differ in the structure of secretory granules. The most abundant type of cells contains the granules with the rough-fibrillated content (fig. 1, *a*; 2, *б*; 3, *a*). The cells of this type cover most part of the body. In some cells the content of such granules becomes condensed and electron-dense granules appear (fig. 3, *a*, *б*). Another type of cells contains the giant granules with the rough-fibrillated content (fig. 3, *г*). Third type of the secret is the granules with the finely fibrillated content which is ejected by exocytosis. The cells of the second and third types form a separate areas of the epithelium of the dorsal side of the body but occasionally were observed in the ventral epithelium too. The epithelium of *N. ivanovi* differs from that in *Kronborgia* by the abundance and diversity of secretory contents. The role of the epithelium in the digestion remains conjectural. It seems to be mainly the suckering tissue transporting the low molecular nutrients.

Вклейка к ст. Е. Е. Корнаковой и А. В. Марченкова

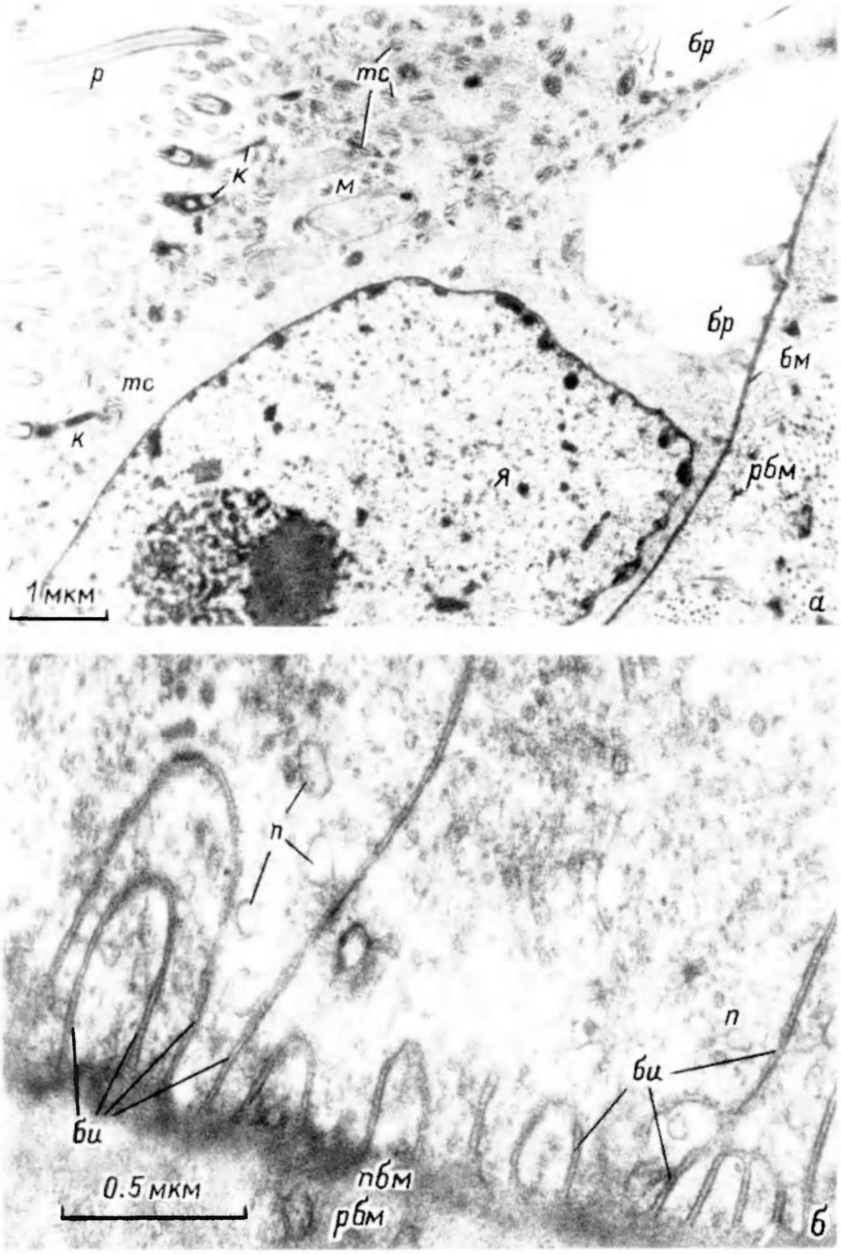

Рис. 1. Ультраструктура эпителия *Notentera ivanovi*.

а — клетка вентрального эпителия; *б*. — базальная зона клетки дорсального эпителия; *би* — инвагинации базальной мембраны; *бм* — базальная мембрана; *бр* — расширения базальных инвагинаций; *к* — корешки ресничек; *м* — митохондрии; *мв* — микроворсинки; *п* — пузырьки в базальной цитоплазме; *пбм* — плотная базальная пластинка; *рбм* — рыхлая базальная пластинка; *р* — реснички; *тс* — толстофибриллярный секрет; *я* — ядро.

Fig. 1. The ultrastructure of the epithelium in *Notentera ivanovi*.

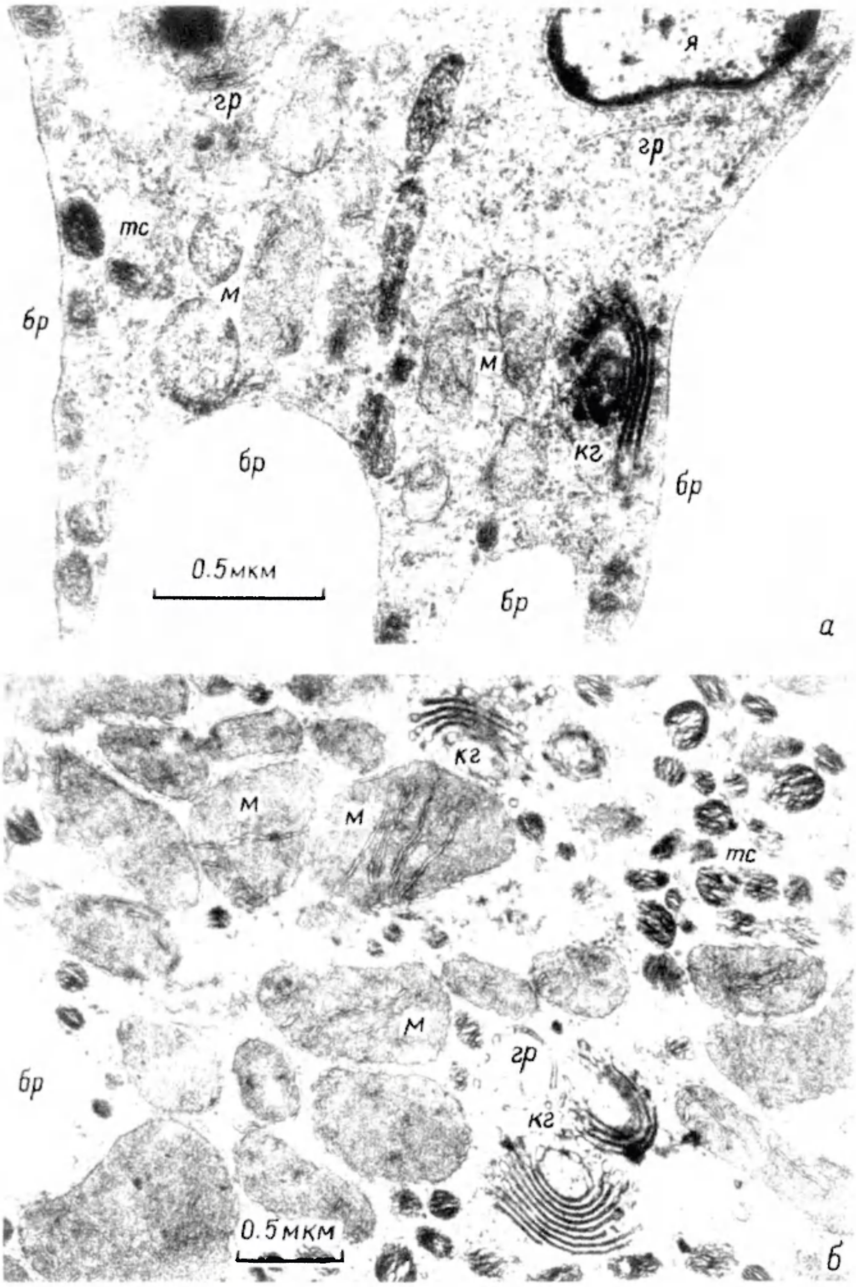

Рис. 2. Строение базальной области клеток дорсального эпителия *Notentera ivanovi*.

а — «ноги», образованные расширениями базальных инвагинаций; *б* — строение цитоплазмы базальной области дорсальных клеток; *гр* — гладкий эндоплазматический ретикулюм; *кг* — комплекс Гольджи.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

Fig. 2. The ultrastructure of the basal area of cells of dorsal epithelium in *Notentera ivanovi*.

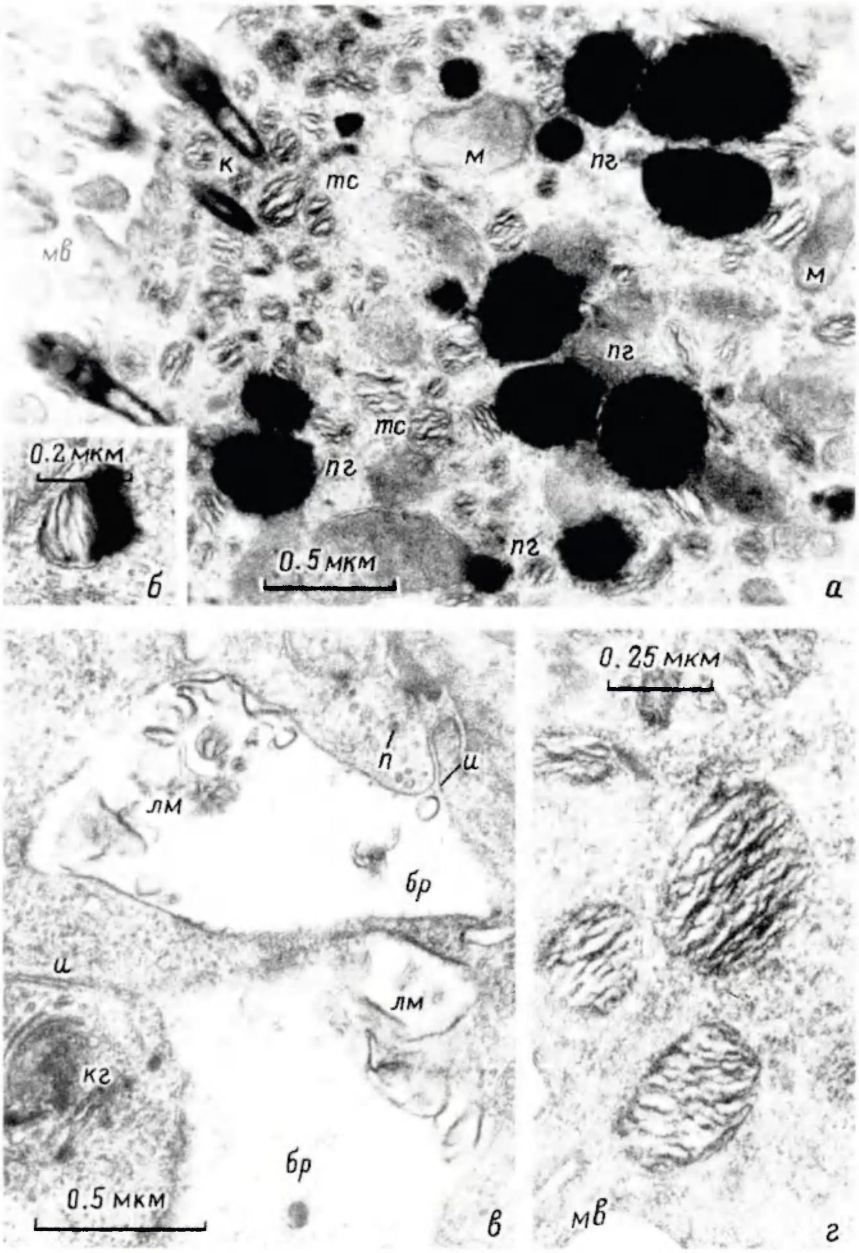

Рис. 3. Ультраструктура эпителия *Notentera ivanovi*.

а — участок клетки дорсального эпителия с электронно-плотными гранулами; *б* — образование электронно-плотного секрета из толстофибриллярного; *в* — расширения базальных инвагинаций с ламеллярным материалом; *г* — гигантские гранулы с толстофибриллярным секретом; *и* — инвагинации базальной мембраны внутри клетки; *лм* — ламеллярный материал; *пг* — электронно-плотные гранулы

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

Fig. 3. The ultrastructure of the epithelium in *Notentera ivanovi*.

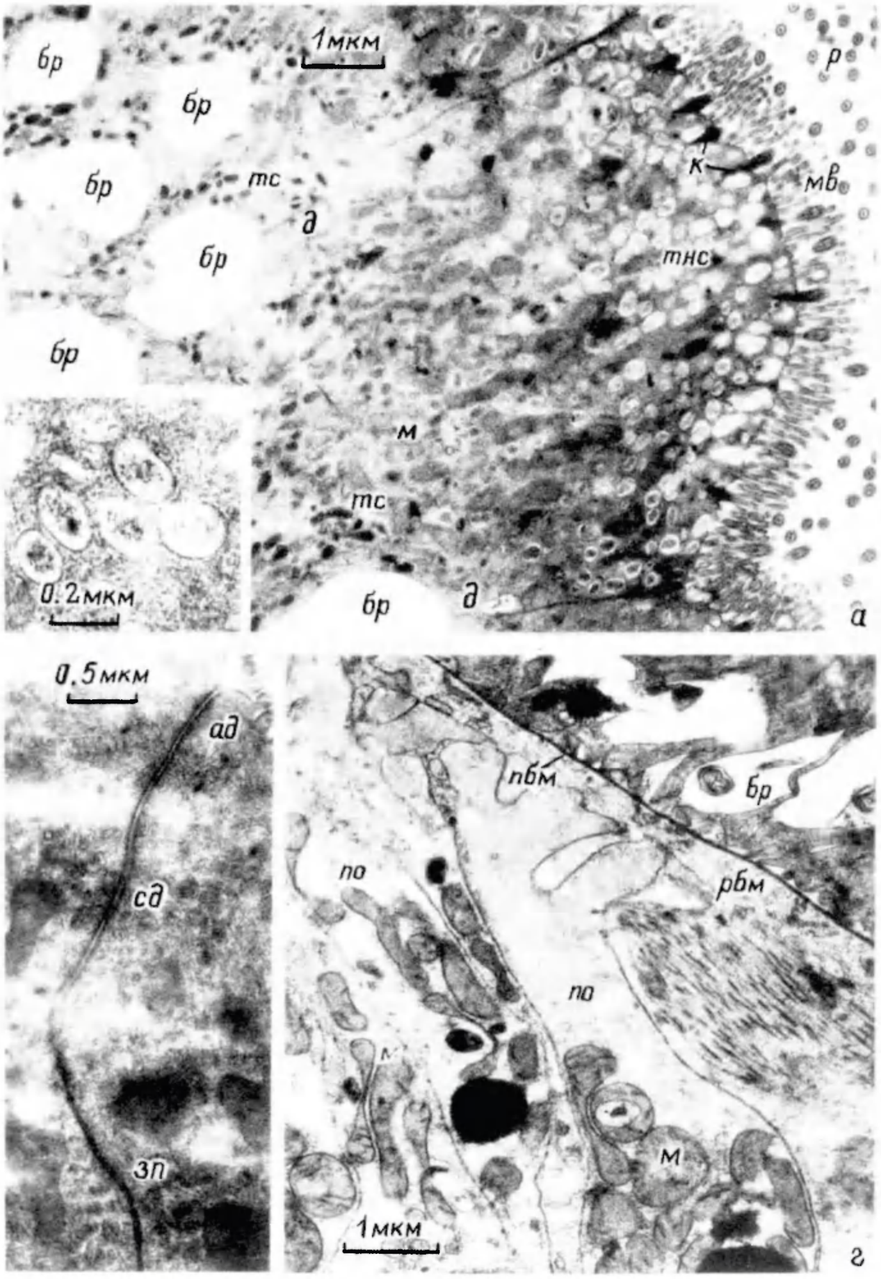

Рис. 4. Ультраструктура эпителия *Notentera ivanovi.*

а — клетка вентрального эпителия с толстофибриллярным и тонкофибриллярным секретом; *б* — гранулы с тонкофибриллярным секретом; *в* — десмосома между эпителиальными клетками; *г* — отростки паренхимных клеток возле эпителия; *ад* — апикальная зона десмосомы; *д* — десмосома; *зп* — зона прилежания; *по* — паренхимный отросток; *сд* — септированный участок десмосомы; *тнс* — тонкофибриллярный секрет.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

Fig. 4. The ultrastructure of the epithelium in *Notentera ivanovi.*